



УДК 599.4:575.8

## ГЕНЕТИЧНІ ТА МОРФОГЕНЕТИЧНІ ТРАНСФОРМАЦІЇ НА РАННІХ ЕТАПАХ ЕВОЛЮЦІЇ РУКОКРИЛИХ: КОРОТКИЙ ОГЛЯД

**I. I. Дзевєрін**

*Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України  
вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ-30 01601, Україна  
e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua*

Дослідження останніх років виявили деякі з генетичних і морфогенетичних перебудов, якими було забезпечено появу здатностей до польоту і до ехолокації на ранніх етапах еволюції рукокрилих (Chiroptera). Формування цих унікальних особливостей, певно, було зумовлено зміною як структурних генів, так і систем генної регуляції.

**Ключові слова:** Chiroptera, еволюція, структурні гени, генна регуляція, крило рукокрилих, ехолокація.

Рукокрилі, або кажани (Chiroptera) належать до найбільш спеціалізованих серед сучасних ссавців [5]. Їхня будова зазнала значних трансформацій унаслідок пристосування до силового польоту (особливо це стосується локомоторного апарату); до того ж більшість рукокрилих здатна до ехолокації. Еволюційні тренди та механізми еволюції рукокрилих відомі лише в загальних рисах.

### Морфологічна диверсифікація і стазис

Уже найпримітивніші з відомих рукокрилих – еоценові *Onychonycteris* та *Icaronycteris* – були надзвичайно подібними зі сучасними формами [7, 21, 24, 40, 41]. Будова їхніх органів локомоції принципово така сама, як і в сучасніших кажанів; безперечно, ці примітивні форми вже були здатні до силового польоту [7, 21, 24, 40, 41]. По суті, формування скелета в рукокрилих завершилося приблизно тоді, коли у приматів чи непарнокопитних воно ще тільки починалося [5]. Темпи подальшої морфологічної еволюції кажанів були досить низькі порівняно з темпами еволюції інших ссавців, демонструючи цим яскравий приклад еволюційного стазису [5, 20].

Водночас консерватизм основних скелетних ознак у еволюції рукокрилих поєднувався з інтенсивною диверсифікацією за деталями будови. Виявлено значну невідповідність між морфологічною та молекулярною класифікаціями на рівні родів і видів, отже, можна припускати, що під час їхньої еволюції відбувалися швидкі дивергентні зміни та масштабні конвергенції [33, 34, 36, 39]. Є дані, що на відносно

коротких часових інтервалах темпи їх еволюційних перетворень були значно вищими й цілком порівнянними з темпами еволюції інших ссавців. Темпи дивергенції краніометричних ознак, що їх було виявлено у представників роду нічниць (*Myotis*), швидше відповідають моделі суто випадкових змін, аніж моделі стазису [15, 16]. Такі випадкові зміни могли бути спричинені генетичним дрейфом або природним добором, напрям та інтенсивність якого довільно змінювалися. Лише щодо деяких еволюційних ліній нічниць можна припускати, що їхню дивергенцію було сповільнено дією стабілізуючого добору [15, 16]. Можливість порівняно швидких еволюційних трансформацій дає змогу припускати, що еволюційний консерватизм рукокрилих на значних часових інтервалах швидше є наслідком адаптаційних процесів (стабілізуючого та кореляційного добору), ніж будь-яких генетичних або онтогенетичних обмежень [16].

Ранні етапи еволюції рукокрилих украй складно досліджувати через брак палеонтологічних даних. Невідомі, зокрема, перехідні форми між наземними ссавцями та кажанами. За останні роки було описано досить давніх і надзвичайно примітивних кажанів з еоценових відкладів [21, 41, 43], і це дає змогу сподіватися на подальший прогрес у дослідженнях. Наразі ж гіпотези про механізми ранньої еволюції рукокрилих ґрунтуються на екстраполяції тієї інформації, яку ми маємо про сучасні та нечисленні відомі викопні форми. Без сумніву ці гіпотези є досить спекулятивними. Будь-яка нова знахідка може помітно змінити наше розуміння ранньої історії цієї групи ссавців.

Безперечно, досить фрагментарними є наявні на сьогодні дані про те, з якими генетичними та морфогенетичними змінами були пов'язані еволюційні перетворення в морфології рукокрилих. По суті, дослідження того, як змінюються під час еволюції структурні гени та системи генної регуляції, ще тільки починаються. Водночас щодо еволюції рукокрилих вже одержано деякі важливі результати.

### Еволюція крила

В останні роки одержано певні дані щодо того, зміна яких морфогенетичних механізмів могла спричинити перетворення передніх кінцівок предків кажанів на крила [11, 13, 35, 37, 38, 46; огляди див.: 7, 23].

Відносні розміри хрящового скелета передньої кінцівки ембріонів рукокрилих і не здатних до польоту ссавців на ранніх етапах ембріогенезу не відрізняються. Пізніше високі темпи проліферації та диференціації хондроцитів призводять у рукокрилих до непропорційного збільшення пальців передньої кінцівки. Ці висновки ґрунтуються на порівнянні ембріогенезу хатньої миші (*Mus musculus*) і очкового листоноса (*Carollia perspicillata*) [7, 38].

Ріст хрящового скелета регулюють у ссавців серед інших кілька сигнальних білків із групи *Bmp* (bone morphogenetic proteins). Один із цих білків, *Bmp2*, стимулює проліферацію клітин хрящової закладки. Експресію гена, що кодує цей білок, підвищено в пальцях передньої кінцівки ембріона *C. perspicillata* порівняно з задньою кінцівкою ембріона *C. perspicillata* або передньої кінцівкою ембріона миші, що й зумовлює збільшення кількості *Bmp2* й, відповідно, спонукає до інтенсивного росту кінцівки [7, 23, 37, 38, 46].

Крім того, в передній кінцівці ембріона *C. perspicillata* активовано специфічну для клітин кінцівок регуляторну нуклеотидну послідовність – енхансер транскрипції гена *Prx1* (paired related homeobox gene 1; інші аббревіатури – *Prrx1*, або *MНох*). Даний ген кодує фактор транскрипції, що прискорює ріст кінцівок. Ген *Prx1* *C. perspicillata* майже не відрізняється від ортологічного гена миші, проте в передніх кінцівках ембріонів цього кажана перебуває, очевидно, під впливом підвищувальної регуляції. У трансгенних мишей, котрим їх власний енхансер гена *Prx1* замінили на ортологічну послідовність від *C. perspicillata*, ріст кінцівок посилювався, очевидно, внаслідок впливу нового енхансера на мишачий *Prx1* [11, 13, 23]. Не виключено, що *Prx1*, у свою чергу, регулює експресію гена, який кодує *Vmp2* [11]. Регуляція морфогенезу виглядає, таким чином, ієрархічною: регуляційні системи нижчого рівня перебувають під контролем регуляційних систем вищого рівня.

У *C. perspicillata* і бурої нічниці (*Myotis lucifugus*) порівняно зі ссавцями, що не літають, виявлено ще одну особливість (яка, можливо, пов'язана з вищезгаданими механізмами). У задній частині передньої кінцівки і на верхівці майбутнього крила в ембріонів цих видів змінено характер активності гена *HoxD13* (котрий, як і інші *Hox*-гени, визначає взаємне розташування частин в організмі під час онтогенезу) і послідовності GCR (global control region), що контролює його експресію; внаслідок цієї зміни й посилюється ріст передньої кінцівки [35].

Апоптоз міжпальцевої мезенхіми викликають у ембріонів ссавців регуляторні білки з групи *Vmp*. Цей процес гальмується в передніх кінцівках *C. perspicillata* (і, цілком імовірно, інших кажанів) унаслідок дії інгібітора *Gremlin*, що пригнічує активність білків з групи *Vmp*, а також незвичайного для ссавців характеру експресії сигнального білка *Fgf8* (fibroblast growth factor 8) [12, 46]. Дуже схоже, що експресія інгібітора *Gremlin* приводить до утворення перетинок на задніх кінцівках качки (Merino et al., 1999, цит. за: [46]). Пригнічення синтезу *Vmp* у поєднанні з активацією синтезу *Fgf8* зумовлює у *C. perspicillata* припинення загибелі міжпальцевих клітин і утворення міжпальцевої перетинки. Тулубна перетинка утворюється у кажанів внаслідок інших, наразі невідомих морфогенетичних механізмів [46].

Отже, крило рукокрилих формується із зачатка, схожого на зачаток передньої кінцівки інших ссавців. Унікальні морфологічні особливості крила пов'язані з відмінним характером функціонування систем регуляції генної експресії, під контролем котрих відбувається морфогенез. Цілком імовірно, в еволюції предків рукокрилих були зафіксовані мутації, що змінили характер роботи цих регуляторних систем. Необхідність узгодженої трансформації кількох систем регуляції дає змогу припускати комбінування численних мутацій під контролем добору [8].

Поряд із тим, еволюційне формування унікальних особливостей рукокрилих пов'язане, ймовірно, зі зміною не тільки регуляторних систем, а й структурних генів.

### Еволюція слухового апарату

У сприйнятті звуку в ссавців бере участь, разом з іншими, білок престин, що забезпечує ампліфікацію звукових хвиль у зовнішніх волоскових клітинах кортієвого органа [47, 14, 29]. Цей механізм особливо важливий для сприйняття звуку у високочастотному діапазоні та для забезпечення селективності слуху, а відтак для

функціонування апарату ехолокації. У філогенії рукокрилих, побудованій за нуклеотидною послідовністю гена, що кодує престин, крилани (*Pteropodidae*) утворили один кластер, а летючі миші (*Microchiroptera*) – інший, тобто розмежування відбулося згідно зі здатністю до ехолокації [29]. Ця класифікація явно відрізняється від класифікацій, одержаних за іншими молекулярними послідовностями. Згідно з ними, *Microchiroptera* є збірною групою, і деякі з них – підковониси (*Rhinolophidae*), підковогуби (*Hipposideridae*), несправжні вампіри (*Megadermatidae*) тощо – ближче споріднені з нездатними до ехолокації криланами, ніж з іншими представниками групи – гладконосими (*Vespertilionidae*), бульдоговими (*Molossidae*), листоносими (*Phyllostomidae*) кажанами [42, 44]. Найімовірнішим поясненням виявленої розбіжності є припущення про те, що послідовність гена престину зазнала конвергентних змін в еволюції тих родин рукокрилих, які набули здатності до ехолокації [29].

Відокремлену групу всередині першого кластера утворили підковониси (*Rhinolophidae*) та підковогуби (*Hipposideridae*), попри свою спорідненість із несправжніми вампірами (*Megadermatidae*) та криланами (*Pteropodidae*) [29, 31]. Ця класифікація відповідає особливостям ехолокації у різних групах. Підковониси та підковогуби помітно відрізняються від інших кажанів за характером ехолокації (домінування сталочастотного компонента в сигналах, виняткова селективність слуху тощо) [1, 3, 29]. Вони продукують сигнали вищої частоти, ніж інші рукокрилі [25, 29].

Класифікація усього класу ссавців, побудована за послідовністю гена престину, загалом схожа з класифікацією, одержаною іншими методами (огляд див., напр., [2]), проте дельфіни в ній утворили єдиний кластер із підковонисами та підковогубами, а не з вусатими китами [31, 32]. В одному із цитованих досліджень було вивчено таксономічне положення афаліни (*Tursiops truncatus*) [31], в іншому – чотирьох видів дельфінів [32]. Коли ж на наступному етапі дослідження до схеми додали ще послідовність гена престину кашалота (*Physeter macrocephalus*), то всі китоподібні утворили єдиний кластер [32]. Отже, за послідовністю гена престину кашалот, що випромінює сигнали в порівняно низькочастотному діапазоні, – це перехідна форма між нездатними до ехолокації вусатими китами, з одного боку, і дельфінами, у яких ехолокація досягає найвищого розвитку, з іншого боку [32].

Несподівана схожість у будові престину підковонисів і дельфінів, найімовірніше, є наслідком конвергентної еволюції. Це впливає, зокрема, з того, що філогенія, побудована виключно за несинонімічними замінами в послідовності гена престину, не відрізняється від філогенії, побудованої за всією послідовністю, тоді, як у філогенії, побудованій виключно за синонімічними замінами, афаліна потрапила до спільного кластера з парнокопитними, а крилани – з підковонисами, підковогубами та несправжніми вампірами, як у філогеніях, побудованих за іншими генами [31]. Визначено ділянки, в яких протягом еволюції обох груп були зафіксовані однакові мутації [31, 32]. Прискорену еволюцію і конвергентні зміни в будові престину можна пояснити природним добром на досягнення такої конформації молекули престину, яка була б оптимальною для сприйняття звуку у високочастотному діапазоні, а відтак – для ефективної ехолокації [32, 31].

У рукокрилих виявлено також прискорену еволюцію гена FoxP2 (forkhead box P2), котрий кодує транскрипційний фактор, що відіграє, наскільки відомо, важливу роль у забезпеченні сенсорно-моторної координації структур, які беруть участь

у вокалізації [30]. У більшості ссавців нуклеотидна послідовність FoxP2 майже однакова [30]. Втім, у людини ця послідовність помітно відрізняється від ортологічної послідовності інших мавп, навіть шимпанзе; цілком імовірно, що це пов'язано з розвитком мовлення в еволюції людини [17; огляд: 6]. Є всі підстави вважати, що в еволюції людини цей ген був об'єктом природного добору [17]. Проте розумим винятком серед ссавців виявилися рукокрилі, у яких навіть порівняно близькі види відрізняються за послідовністю FoxP2 значно більше, ніж представники різних рядів інших ссавців [30]. Це можна пояснити історичним розвитком систем вокалізації, необхідної для ефективного здійснення різних типів ехолокації [30].

### Деякі підсумкові міркування

Внесок окремого гена до загальної пристосованості організму не так часто є настільки помітним, щоб наслідки генного заміщення можна було виявити достатньо надійно (хрестоматійний приклад – мутантна форма гена гемоглобіну, що викликає резистентність до малярії та серпоподібноклітинну анемію у людини). Проте за останні роки дослідникам вдалося виявити декілька прикладів такого роду. Окрім уже згаданих, можна назвати вплив позитивного добору на гени, що регулюють розміри головного мозку – ASPM [18] та microcephalin [19], – а також на деякі інші гени [45] (див. також: [6]) в еволюції приматів, зокрема людини, а також конвергентну еволюцію мітохондріальних генів у змій і агамових [9]. Схоже на те, що традиційне уявлення, згідно з яким практично всі зміни на молекулярному рівні є адаптивно нейтральними [4, 26, 27, 28], спрощує реальну ситуацію. Ефекти природного добору можна виявити на молекулярному рівні так само, як і на інших рівнях [22].

Дані про еволюцію гена престину [28, 31, 32] та FoxP2 [30] демонструють значення структурних генів у крупномасштабних еволюційних перетвореннях так само, як дані про регуляцію розвитку крил [11, 13, 23, 35, 37, 38, 46] свідчать про значну роль перебудов регуляторних систем. Отже, те, що наразі відомо про генетичні перетворення в еволюції кажанів, добре узгоджується з точкою зору синтетичної теорії еволюції, відповідно до якої макроеволюція пов'язана зі змінами як структурних генів, так і систем регуляції [10]. Якщо врахувати вищенаведені дані щодо еволюційних механізмів забезпечення стабільності морфологічних ознак рукокрилих, то можна припустити, що певна комбінація рушійного та стабілізуючого добору в поєднанні з мутаційним процесом і випадковим генетичним дрейфом є найважливішим механізмом еволюції цих тварин.

### ПОДЯКИ

Хочу подякувати М. А. Г'азалі за допомогу в роботі, обговорення рукопису та цінні рекомендації, С. В. Межжеріну – за обговорення механізмів молекулярної еволюції. Я вдячний також М. Капеччі, Ц. Чжану та С. Россітеру за надання видруків їхніх статей.

1. Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. **Эхолокация в природе**. Л.: Наука, 1970. 379 с.
2. Банникова А. А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих. **Журнал общей биологии**, 2004; 65(4): 278–305.

3. *Гхазали М. А.* Ехолокація кажанів. **Хімія. Біологія**, 2004; 26: 1–13.
4. *Кимура М.* **Молекулярная эволюция: теория нейтральности**. Пер. с англ. М.: Мир, 1985. 394 с.
5. *Кэрролл Р.* **Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 3**. Пер. с англ. М.: Мир, 1993. 312 с.
6. *Марков А. В.* Происхождение и эволюция человека. Обзор достижений палеоантропологии, сравнительной генетики и эволюционной психологии. **Журнал общей биологии**, 2009; 70(5): 359–371.
7. *Симмонс Н.* Встать на крыло. **В мире науки**, 2009; № 3: 50–59.
8. *Шмальгаузен И. И.* **Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды**. М.: Наука, 1983. 360 с.
9. *Castoe T. A., de Koning A. P. J., Kim H.-M. et al.* Evidence for an ancient adaptive episode of convergent molecular evolution. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, 2009; 106(22): 8986–8991.
10. *Charlesworth B., Lande R., Slatkin M.* A neo-Darwinian commentary on macroevolution. **Evolution**, 1982; 36(3): 474–498.
11. *Cooper K. L., Tabin C. J.* Understanding of bat wing evolution takes flight. **Genes & Development**, 2008; 22: 121–124.
12. *Cretekos C. J., Deng J.-M., Green E. D. et al.* Isolation, genomic structure and developmental expression of *Fgf8* in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*. **Int. J. Dev. Bio**, 2007; 51: 333–338.
13. *Cretekos C. J., Wang Y., Green E. D. et al.* Regulatory divergence modifies limb length between mammals. **Genes & Development**, 2008; 22: 141–151.
14. *Dallos P., Fakler B.* Prestin, a new type of motor protein. **Nature Reviews: Molecular Cell Biology**, 2002; 3: 104–111.
15. *Dzeverin I.* The stasis and possible patterns of selection in evolution of a group of related species from the bat genus *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae). **J. Mammal. Evol**, 2008; 15(2): 123–142.
16. *Dzeverin I., Ghazali M.* Evolutionary mechanisms affecting the multivariate divergence in some *Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae). **Evol. Biol**, 2010; 37(2–3): 100–112.
17. *Enard W., Przeworski M., Fisher S. E. et al.* Molecular evolution of FoxP2, a gene involved in speech and language. **Nature**, 2002; 418: 869–872.
18. *Evans P. D., Anderson J. R., Vallender E. J. et al.* Adaptive evolution of *ASPM*, a major determinant of cerebral cortical size in humans. **Human Molecular Genetics**, 2004; 13(5): 489–494.
19. *Evans P. D., Anderson J. R., Vallender E. J. et al.* Reconstructing the evolutionary history of *microcephalin*, a gene controlling human brain size. **Human Molecular Genetics**, 2004; 13(11): 1139–1145.
20. *Gunnell G. F., Simmons N. B.* Fossil evidence and the origin of bats. **J. Mammal. Evol**, 2005; 12(1/2): 209–246.
21. *Gunnell G. F., Jacobs B. F., Herendeen P. S. et al.* Oldest placental mammal from sub-Saharan Africa: Eocene microbat from Tanzania Evidence for early evolution of sophisticated echolocation. **Palaeontologica Electronica**, 2003; 5(3). 10 p.
22. *Hahn M. W.* Towards a selection theory of molecular evolution. **Evolution**, 2008; 62(2): 255–265.
23. *Honeycutt R. L.* Small changes, big results: evolution of morphological discontinuity in mammals. **J. Biol**, 2008; 7:9. 4 p.
24. *Jepsen G. L.* Early Eocene bat from Wyoming. **Science**, 1966; 154(3754): 1333–1339.
25. *Jones G.* Scaling of echolocation call parameters in bats. **J. Exptl Biol**, 1999; 202: 3359–3367.
26. *Kimura M.* Evolutionary rate at the molecular level. **Nature**, 1968; 217: 624–626.



27. Kimura M., Ohta T. On some principles governing molecular evolution. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, 1974; 71(7): 2848–2852.
28. King J. L., Jukes T. H. Non-Darwinian evolution. **Science**, 1969; 164(3881): 788–798.
29. Li G., Wang J., Rossiter S. J., Jones G. et al. The hearing gene *Prestin* reunites echolocating bats. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, 2008; 105(37): 13959–13964.
30. Li G., Wang J., Rossiter S. J. et al. Accelerated FoxP2 evolution in echolocating bats. **PLoS ONE**, 2007; 2(9): e900. 10 p.
31. Li Y., Liu Z., Shi P., Zhang J. The hearing gene *Prestin* unites echolocating bats and whales. **Current Biology**, 2010; 20(2): R55–R56.
32. Liu Y., Cotton J. A., Shen B. et al. Convergent sequence evolution between echolocating bats and dolphins. **Current Biology**, 2010; 20(2): R53–R54.
33. Mayer F., von Helversen O. Cryptic diversity in European bats. **Proc. R. Soc. Lond. B**, 2001; 268: 1825–1832.
34. Mayer F., Dietz C., Kiefer A. Molecular species identification boosts bat diversity. **Frontiers in Zoology**, 2007; 4(4). 5 p.
35. Ray R., Capecchi M. An examination of the Chiropteran HoxD locus from an evolutionary perspective. **Evolution & Development**, 2008; 10(6): 657–670.
36. Ruedi M., Mayer F. Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. **Mol. Phylog. Evol.**, 2001; 21: 436–448.
37. Sears K. E. Molecular determinants of bat wing development. **Cells Tissues Organs**, 2008; 187: 6–12.
38. Sears K. E., Behringer R. R., Rasweiler J. J. IV, Niswander L. A. Development of bat flight: Morphologic and molecular evolution of bat wing digits. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, 103(17): 6581–6586.
39. Simmons N. B. Order Chiroptera. Mammal species of the world. In: **A taxonomic and geographic reference**. D. E. Wilson, D. M. Reeder (eds.). Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005: 312–529.
40. Simmons N. B., Geisler J. H. Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, and *Palaeochiropteryx* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. **Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.**, 1998; 235: 1–182.
41. Simmons N. B., Seymour K. L., Habersetzer J., Gunnell G. F. Primitive early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. **Nature**, 2008; 451: 818–822.
42. Springer M. S., Teeling E. C., Madsen O. et al. Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 2001; 98(11): 6241–6246.
43. Tabuse R., Antunes M., Sigé B. A new primitive bat from the earliest Eocene of Europe. **J. Vertebr. Paleont.**, 2009; 29(2): 627–630.
44. Teeling E. C., Springer M. S., Madsen O. et al. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. **Science**, 2005; 307: 580–584.
45. Vallender E. J., Lahn B. T. Positive selection on the human genome. **Human Molecular Genetics**, 2004; 13(Review Issue 2): R245–R254.
46. Weatherbee S. D., Behringer R. R., Rasweiler J. J. IV, Niswander L. A. Interdigital webbing retention in bat wings illustrates genetic changes underlying amniote limb diversification. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, 2006; 103(41): 15103–15107.
47. Zheng J., Shen W., He D. Z. Z. et al. *Prestin* is the motor protein of cochlear outer hair cells. **Nature**, 2000; 205: 149–155.

## GENETIC AND DEVELOPMENTAL CHANGES AT EARLY STAGES OF CHIROPTERAN EVOLUTION: A BRIEF REVIEW

**I. I. Dzeverin**

*Schmalhausen Institute of Zoology  
15, Bogdan Khmelnytskyi St., Kiev-30 01601, Ukraine  
e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua*

Recent studies have revealed genetic and developmental changes responsible for the emergence of powered flight and echolocation at early stages of evolution in the bats (Chiroptera). These unique features seem to have been arisen via changes in both structural genes and the systems of gene regulation.

**Key words:** Chiroptera, evolution, structural genes, gene regulation, bat wing, echolocation.

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТРАНСФОРМАЦИИ НА РАННИХ ЭТАПАХ ЭВОЛЮЦИИ РУКОКРЫЛЫХ: КРАТКИЙ ОБЗОР

**И. И. Дзеверин**

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины  
ул. Богдана Хмельницкого, 15, Киев-30 01601, Украина  
e-mail: dzeverin@izan.kiev.ua*

Исследования последних лет выявили некоторые из генетических и морфогенетических трансформаций, обеспечивших появление способностей к полету и к эхолокации на ранних этапах эволюции рукокрылых (Chiroptera). Формирование этих уникальных особенностей было обусловлено, по-видимому, изменением как структурных генов, так и систем генной регуляции.

**Ключевые слова:** Chiroptera, эволюция, структурные гены, генная регуляция, крыло рукокрылых, эхолокация.

Одержано: 27.09.2010